中国生态农业学报 2016 年 8 月 第 24 卷 第 8 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Aug. 2016, 24(8): 1025−1034

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160097

种子引发对小麦抗盐及抗旱特性影响综述*

谢娟娜[1,2] 路 杨[1,2] 房 琴[1,2] 张喜英[1**]

(1. 中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心/中国科学院农业水资源重点实验室/河北省节水农业重点实验室 石家庄 050022; 2. 中国科学院大学 北京 100049)

摘 要 小麦是我国北方重要粮食作物，在农业生产中经常受到干旱和盐分胁迫影响，造成减产。种子引发是在种子萌发前用天然或人工合成试剂对种子进行处理，从而提高植物抗逆性的一种简单而有效的方法。在干旱或高盐条件下，利用引发剂对小麦种子引发后，种子萌发提前，幼苗生长发育代谢增强，抗逆境相关生理指标提升，作物抗旱耐盐能力增强，最终产量及质量得到提高。本文阐述了水、有机物、植物激素、生物活性物质、生物、氧化物、无机信号物质等不同种类引发剂对小麦种子引发的作用机理和效果。并总结了种子引发的主要作用机制，如：减少植株对 Na^+的吸收，增加对 K^+、Ca^{2+}的吸收，减少盐分对生长造成的阻碍；促进可溶性蛋白和可溶性糖等渗透调节物质的合成和积累，细胞内维持高渗透压，有利于根系吸水；诱使胁迫条件下细胞内超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶等抗氧化酶的合成增多、活性增强，有效清除活性氧，维持细胞内氧平衡；调节植物内源激素合成与运输从而使激素水平处于更加适应胁迫条件的平衡状态等。并讨论了引发剂与植物逆境生理研究之间相互补充、相互促进的关系，展望了种子引发在农业方面的发展及应用前景。

关键词 小麦 种子引发 引发剂 干旱 盐分 抗性
中图分类号: S351 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2016)08-1025-10

Effect of seed priming on drought and salinity tolerance of wheat: An overview*

XIE Juanna[1,2], LU Yang[1,2], FANG Qin[1,2], ZHANG Xiying[1**]

(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences / Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Chinese Academy of Sciences / Hebei Key Laboratory of Water-saving Agriculture, Shijiazhuang 050022, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Wheat is one of the most important crops in north of China. Wheat suffers from various unfavorable conditions, especially drought and high soil salinity, leading to unpredictable loss in crop production in agriculture. Seed priming is a simple and efficient technology which is the induction of a particular physiological reaction in plants by application of natural or synthetic compounds to incubate the seeds before germination. Wheat seeds treated with priming agents can reduce emergence time, enhance seeding vigor and metabolism, and improve yields and seed quality under high soil salinity or water deficit conditions. This review illustrated the mechanisms and effects of various priming agents, such as water, organics, hormones, bioactive substances, organisms, oxides, inorganic signal substance and so on. We summarized the main mechanism of seed priming. Seed priming reduced absorption of Na^+ and increased absorption of K^+ and Ca^{2+} to reducing the toxicity of single saline ion in plant. Seed priming also improved synthesizing and accumulating of osmotic regulatory substances, such as soluble protein and soluble sugar, which maintaining osmotic pressure of intracellular at a high level to benefit root uptaking water. Seed priming induced synthesis of antioxidant enzymes, such as superoxide dismutase, peroxidase, catalase, ascorbate

* 国家科技支撑计划课题(2013BAD05B05, 2013BAD05B02)和河北省渤海粮仓科技示范工程专项资助
** 通讯作者：张喜英，主要研究方向为农田节水机理与技术。E-mail: xyzhang@sjziam.ac.cn
谢娟娜，主要研究方向为作物抗旱耐盐机理与技术。E-mail: xiejuanna14@mails.ucas.ac.cn
收稿日期: 2016−01−03 接受日期: 2016−03−09
* This research was supported by the National S&T Supporting Project (2013BAD05B05, 2013BAD05B02) and Hebei S&T Special Fund for "Bohai Granary" Project.
** Corresponding author, E-mail: xyzhang@sjziam.ac.cn
Reveived Jan. 3, 2016; accepted Mar. 9, 2016

peroxidase and so on, and enhanced the activities of those enzymes under stress conditions. The high activity of antioxidant enzymes reduced the content of reactive oxygen species effectively and maintained the oxygen balance in cells. Furthermore, seed priming also improved endogenous hormones synthesis and transportation under stressed conditions, which was important for adaptations to environmental change. We further discuss the connections of mutual complement and promotion between seed priming and adversity resistant physiology of crops. Finally, we expectate the prospect of the application and the development for seed priming in agriculture.

Keywords Wheat; Seed priming; Priming agents; Drought; Salinity; Tolerance

小麦(*Triticum aestivum* L.)是一种非常重要的谷物，千百年来，人们栽培小麦作为重要的食物来源。随着未来人口数量持续增长，可利用水资源不断减少，保证食物充足供应将是人类所面临的最大挑战之一[1]。在全球许多地区，干旱是造成农业减产的主要原因之一[2]。而全球气候变化使得干旱问题日趋严重[3]，干旱发生越发频繁[4]。同时，土壤盐碱化和次生盐碱化是世界范围内广泛存在的问题，特别是干旱、半干旱地区，问题更为严重。据联合国教科文组织(UNESCO)和粮农组织(FAO)不完全统计，全世界盐碱地面积约 9.54 亿 hm^2[5]。干旱和土壤盐碱化问题，已经成为世界农业可持续发展的制约因素。

我国农业生产中，小麦种植经常受到各种生物和非生物环境因素的不利影响。其中，受到干旱和盐胁迫影响最大。干旱和盐胁迫会对作物种子萌发和幼苗生长造成很大影响。如干旱胁迫会影响萌发时种子吸水，造成萌发不稳定，萌发率低，并且影响出苗率，严重时，则会完全抑制种子萌发[6–7]，也会导致植物细胞膨压降低，从而阻碍植物生长[3]。与干旱胁迫相似，土壤盐分含量也是影响作物出苗率的重要因素之一[7]，盐胁迫能导致水分胁迫[8]。高盐引起渗透胁迫，阻碍种子渗透吸水，影响种子萌发；同时由于 Na^+和 Cl^-对种子具有单盐离子毒害作用，从而造成种子萌发率及出苗率低，是导致盐碱地作物产量低的主要原因，因此提高种子萌发率和出苗率是提高盐碱地作物产量的重要途径[7]。

作物受到干旱和盐胁迫，会产生一些有害物质，影响植物生长、代谢，最终导致减产[9]。在植物中，环境胁迫可以诱导植物产生一些有害化合物。许多非生物胁迫会导致植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)含量升高，过量的活性氧对脂膜、蛋白质及核酸等重要物质造成过氧化反应，破坏脂膜的稳定性，影响细胞的正常生理代谢，甚至导致细胞死亡[8]。ROS 产生的量取决于植物对胁迫的忍耐能力、胁迫时期、持续时间和胁迫强度。丙二醛(malondialdehyde, MDA)是脂质过氧化产物，胞内 MDA 含量升高，说明细胞膜及细胞中膜系统受到损伤。MDA 含量通常作为衡量活性氧对细胞造成伤害的一个重要指标[3]。

植物对盐胁迫响应与对干旱胁迫响应的生理机制高度相似，可能由于二者都是由于细胞失水引起的[9]。植物响应这些环境胁迫，自身会产生相应的生理、生化及分子水平的变化。这些代谢变化可以帮助植物适应不良环境[10]。植物通过调节体内如脱落酸(abscisic acid, ABA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, GA)和乙烯(ethylene)等多种激素的平衡来应对逆境[9]；植物体也会通过调节体内脯氨酸、甘氨酸、甜菜碱等渗透调节物质的产生和积累，提高根系吸收水分能力，并且使叶片维持一定膨压，从而维持一定的气孔开度，使其在干旱条件下仍能进行 CO_2 同化等新陈代谢来应对环境胁迫[2–3]。在很多植物中，钾是一个与逆境相关的非常重要的矿质元素。适宜浓度的 K^+可以缓解环境胁迫对植物体的伤害，如细胞内 K^+浓度的升高可以减少活性氧的产生；而 K^+不足会影响 CO_2 的固定，影响光合作用。因此提高细胞内 K^+含量可以提高植物对逆境的忍耐能力[11]。

现代农业通过多种手段提高植物对胁迫的耐受力，包括传统的杂交、筛选育种和新兴的诱变育种、多倍体育种、基因工程育种等。传统方式有其局限性，需要大量的人力、资金和时间。由于多基因效应复杂性，选育出的品种有时不能取得理想效果。理论上通过基因工程技术可以将外源特定抗性基因导入到作物的基因组中，使其对胁迫产生快速准确回应，但通过这种技术育种非常昂贵，操作复杂，且存在生物安全问题，其在农业上的应用也受到了限制[9]。

种子引发，就是在种子萌发前用天然或者合成物质对种子进行处理，诱导其产生特异生理反应。种子引发的概念最早由 Heydecker 于 1973 年提出，是指让种子缓慢吸收水分使其停留在吸涨的第 2 阶段，让种子进行预发芽的生理生化代谢和修复，促进细胞膜、细胞器 DNA 的修复和酶的活化，使其处于准备发芽的代谢状态，但防止胚根伸出的一项技

术[12]。在植物防御反应中，引发处理可使植物更快更积极地回应即将到来的胁迫，经过引发处理的种子长成的植株在响应胁迫时，表现出更强健更迅速的细胞防御反应[9]。该技术具有简单、便宜、有效等特点，更容易被农民接受，是一项有很大应用前景的用来提高作物抗旱耐盐能力的技术。

众多研究显示，对小麦种子进行引发处理的介质种类有很多，包括：水、无机盐、有机物等，不同引发剂作用于同种或不同品种的小麦效果也会有所差异。

1　水引发

水引发是一种简单、经济、安全的引发技术，该技术原理是通过渗透调节提高种子萌发及成苗的能力。方法是将种子浸泡在灭菌水中，保持适当温度，持续引发一段时间(引发的持续时间由种子萌发吸水的快慢决定[6])后再将种子在阴凉处风干至初始重量[9]。水引发处理的种子有更高的吸水能力[13]，使幼苗的生长提高，即使种植培养基的渗透势、衬质势较低使萌发暂停，仍能提高种子的生理生化反应。水引发提高了盐胁迫情况下胚芽中的 K^+含量[14]，可以提高小麦的抗盐性[15]。水引发 12 h 促进小麦发芽，缩短萌发时间，促进生长发育和分蘖的效果最明显，并且可提高灌溉水的利用率[16]。有研究表明，水引发还可提高小麦产量，经水引发的小麦产量从 2.28 $t\cdot hm^{-2}$ 提高到 2.42 $t\cdot hm^{-2}$(6%)[17]。

2　无机盐引发

50 $mmol\cdot L^{-1}$ NaCl 溶液对小麦种子引发处理 12 h，可提高小麦抗盐性[18]。Afzal 等[19]发现引发诱导幼苗活性与耐盐性的提高，与贮藏物的代谢，K^+、Ca^{2+}增加和 Na^+的减少有关[9]。盐胁迫条件下，经 KCl 引发处理的种子发育成的幼苗，能显著降低芽中的 Na^+含量，从而提高植株的抗盐能力[20]。用 KH_2PO_4引发，可以促进萌发、出苗和作物生长。用 0.5% K_2HPO_4、0.5% KNO_3 溶液进行引发处理比高浓度更有效[21]。引发处理诱发的抗氧化作用，也与被引发作物品种的抗盐性有关，KCl、$CaCl_2$ 引发可以提高小麦的抗氧化酶 CAT、POD 和 APX 的活性，提高脯氨酸含量，降低 H_2O_2 浓度，且抗性品种比敏感品种显著，抗性品种较敏感品种叶内 Na^+浓度更低，K^+/Na^+更高[22]。

用 50 $mmol\cdot L^{-1}$ 的 $CaCl_2$ 溶液对小麦种子引发处理 12 h，增强小麦抗盐性的效果要好于同等浓度的 NaCl 溶液[18]。与同等浓度的抗坏血酸、水杨酸、激动素引发相比，氯化钙促进出苗效果最明显，且分蘖数、每穗粒数、千粒重、总产量、收获指数均最大，同时也使总酚含量、可溶性蛋白质总量和 α-淀粉酶(α-amylase)、蛋白酶活性提高程度最大[9]。此外，有研究表明，用 $CaCl_2$ 引发质量较差的小麦种子也可以提高其表现，提高出苗率和最终产量[23]。50 $mmol\cdot L^{-1}$ 的 $CaSO_4$ 溶液对小麦种子引发处理 12 h，可提高小麦种子在盐胁迫下的萌发率，增加根长和幼苗干重，提高幼苗中 K^+含量，且效果较同等浓度的 $CaCl_2$ 和 NaCl 显著[18]。

小麦种子用含 Zn^{2+}溶液引发可提高产量[24]。用含 0.3% Zn^{2+}的 $ZnSO_4$ 溶液引发 10 h，小麦种子中 Zn 含量从 27 $mg\cdot kg^{-1}$ 提高到 470 $mg\cdot kg^{-1}$。引发处理的种子生长 15 d 后的芽干重较未经引发和经水引发处理的芽干重有明显提高，且产量增幅大于水引发的增幅，且所结籽粒中 Zn 含量提高 12%[17]。水分胁迫明显降低了谷物中 Se、Fe、P、Zn 和 Mg 的含量，低浓度的 Se 在提高作物生长和抗逆性上发挥积极作用。在正常或胁迫条件下对植物施用低浓度的 Se，可加速植物体内生化过程。在作物受到胁迫时施用低浓度的 Se 不仅可以提高渗透压，也可作为渗透保护物质，防止氧化物质产生。Nawaz 等[25]认为 Se 可能与提高脯氨酸代谢酶活性相关。用低浓度硒酸钠在 25 ℃下处理 1 h，可显著提高根系抗胁迫指标、抗干旱胁迫指标和幼苗总生物量，提高了幼苗中总糖含量和游离氨基酸含量，而可溶性蛋白含量下降，对根冠比无明显影响[25]。

3　有机物引发

影响植物生长发育的有机物种类繁多，有植物激素，如生长素、细胞分裂素、赤霉素、脱落酸等，也有如抗坏血酸、多胺、硫醇、胆碱、壳聚糖、水杨酸等生物活性物质。

3.1　植物激素引发

生长素是一种重要的植物激素，与植物对逆境胁迫响应关系密切。用生长素引发可促进小麦种子萌发，增加下胚轴长度、幼苗干重、鲜重和下胚轴干重。Iqbal 和 Ashraf[26]的研究表明，吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)、吲哚丁酸(indolebutyric acid, IBA)及它们的前体色氨酸(tryptophane，Trp)等引发可以调节盐胁迫造成的水杨酸和离子浓度的扰动，从而促进小麦生长。除了 IBA，其他引发剂也可使小麦最终萌发率提高。经 Trp 引发处理的种子在盐胁迫条件下发育成的幼苗具有更高的生物量。田间试验表明，Trp 引发对盐胁迫条件下提高作物产量更加有效，而 Trp 减轻胁迫的原因与根部减少 Na^+的吸

收和运输、根中 Ca^{2+}增加以及调节植株体内离子平衡有关。随后，他们又用同样的引发剂对不同品种进行了进一步研究。结果表明，对于抗性品种，盐胁迫使其内源 ABA 含量增高。产量与 CO_2 净同化率和内源 IAA 含量正相关，而与 ABA 和游离多胺的含量呈负相关。所有引发处理都降低了盐对内源 ABA 含量影响，从而减小盐胁迫对小麦的危害。4.89×10^{-4} mol·L^{-1} Trp 引发对缓解盐胁迫下净光合同化率降低及产量损失最有效。引发剂通过调节激素体内平衡提高了 CO_2 净同化率，使春小麦对盐胁迫的抗性增强[27]。

除了天然生长素，也有不同浓度的人工合成生长素 2,4-二氯苯氧乙酸(2,4-dichlorophenoxyacetic acid, 2,4-D)、萘乙酸(α-naphthaleneacetic acid, NAA)、2,4,5-三氯苯酚代乙酸(2,4,5-trichlorophenoxyacetic acid, 2,4,5-T)对不同品种小麦种子的引发。研究发现几种引发剂均不能提高种子的萌发率，但在盐胁迫条件下不同引发处理对小麦根和芽中 Na^+、Ca^{2+}含量，及叶中游离 IAA、IBA、ABA、Put、SA、Spd 等含量有不同的影响，并具有品种特异性。其中 NAA (150 mg·L^{-1})对小麦种子的引发效果最佳，其作用机理可能是通过影响离子和激素的体内平衡，促进了不同品种的生长和产量提高[28]。

生长素还能够诱导一些基因瞬时高表达，这些基因主要包括生长素反应因子基因 *ARF*、生长素早期响应基因 *Aux/IAA*、*GH3*、*SAUR* 和 *LBD*。当前研究认为，这些生长素基因家族中的很多成员都参与植物响应逆境胁迫反应[29]。

脱落酸(abscisic acid, ABA)是一种植物体内存在的具有倍半萜结构的植物内源激素，具有抑制种子萌发、调节植物生长及促进衰老等效应，随着研究的不断深入，发现 ABA 在植物干旱、高盐、低温等逆境胁迫反应中起重要作用，它是植物的抗逆诱导因子，因而被称为植物的“胁迫激素”[30]。经 ABA 引发处理可以影响干旱胁迫下小麦内源反式玉米素核糖苷、吲哚乙酸和赤霉素等激素的含量，减轻干旱胁迫对小麦的危害[31]。

细胞分裂素(cytokinin, CTK)是促进植物细胞分裂的激素，可促进细胞分裂和扩大，诱导芽的分化，解除植物的顶端优势，打破种子休眠，促进萌发，调控营养物质的运输，促进植株从营养生长向生殖生长转化，促进花芽分化和结实等。在逆境条件下 CTK 水平降低，减少 CTK 从根到地上部的供应，可能引发地上部基因表达改变以及 ABA、乙烯、水杨酸和茉莉酸的信号传导，从而导致其他代谢的变化，如对逆境适应性的改变[32]。CTK 与 ABA 拮抗，和生长素拮抗或协同作用，用 CTK 对小麦种子进行引发可通过调节植物激素平衡来适应盐胁迫环境[33]。CTK 引发，对盐胁迫下作物生长和产量提高作用明显。适宜浓度的细胞分裂素引发处理可减轻盐胁迫对作物气体交换特性的影响，也可减少盐胁迫时 Na^+和 Cl^-在芽中的积累[14]。

Iqbal 和 Ashraf[14]研究了两种细胞分裂素：呋喃甲基腺嘌呤(kinetin, Kin)和苄氨基嘌呤(benzylaminopurine, BAP)对两种不同抗盐性小麦品种进行种子引发处理的效果。结果表明, Kin 引发有利于减小盐胁迫条件对两品种小麦生长和产量的影响，调节芽中 Na^+和 Cl^-的含量，而其主要作用与提高了盐胁迫下的水分利用率和光合速率有关，且浓度为 150 mg·L^{-1} 时最有效。进一步的研究结果表明, Kin 引发处理的两品种在盐胁迫条件下生长情况及产量均有所提高，而经 BAP 引发处理的两品种在高盐条件下生长发育受到的抑制均未得到缓解。其研究还表明，被引发的种子在萌发生长方面的优越性均与其叶中 IAA 含量呈正相关，与 ABA 含量负相关。小麦对盐胁迫耐受能力的提高可能与细胞分裂素引发而引起的 ABA 浓度减少有关[34]。100 mg·L^{-1} 的 Kin 引发的非抗性品种和 150 mg·L^{-1} 的 BAP 引发的抗性品种在盐胁迫情况下叶中水杨酸含量显著增加，经 BAP 引发处理的两品种在盐胁迫下叶中多胺含量均增加。Kin 提高作物耐盐性的作用更加明显，但其详细机理尚不明确[33] 。

赤霉素(gibberellins, GAs)调控植物生长发育的各个过程，如促进茎秆伸长、叶片伸展、种子萌发、开花以及果实发育等。GA 和 ABA 是一对相互拮抗的激素, GA 促进种子萌发、植物开花和果实发育等，而 ABA 则抑制这些生长发育过程。近年来的研究表明，GA 在非生物胁迫中起负调控作用，有可能是通过影响 ABA 信号途径而起到调节作用的[35]。在盐胁迫条件下，30 mg·L^{-1} 的 GA_3 引发处理的小麦较未引发的小麦萌发时间缩短，萌发率提高，幼苗生长更加迅速[36]。在盐胁迫下, 150 mg·L^{-1} GA_3 引发处理显著提高非抗性品种的耐盐性，可使根和芽中 Na^+浓度降低, Ca^{2+}和 K^+浓度升高；提高水杨酸浓度，降低叶中游离腐胺和牙精胺的含量，使非抗性品种叶中游离 ABA 含量降低，而对气体交换及生长素水平无影响。GA_3 通过调节离子的吸收分配和激素的体内平衡从而使作物具有更强的耐盐性，提高小麦在盐胁迫条件下的产量[37]。

3.2　生物活性物质引发

抗坏血酸(ascorbic acid)作为一种非酶促小分子抗氧化剂, 参与活性氧(ROS)的代谢, 并可能对植物细胞内的抗氧化酶具有调节作用, 同时抗坏血酸也是一些关键性酶的反应底物。抗坏血酸与其他小分子及同工酶抗氧化剂共同调节着植物细胞内的 ROS 平衡, 减小 ROS 对植物的伤害, 从而维持细胞正常分裂生长, 增强逆境胁迫下植物的抗逆能力。因而抗坏血酸在植物的生长发育及植物对环境胁迫响应的过程中起着重要作用[38]。50 mg·L^{-1} 抗坏血酸引发 12 h, 可提高冬小麦分蘖数、穗粒数、千粒重、总产量和收获指数等指标, 并提高叶片 K^+含量, 降低 Na^+的浓度; 同时提高总酚含量、可溶性蛋白质总量、α-淀粉酶和蛋白酶活性[14]。抗坏血酸引发可提高幼苗活力, 使幼苗中抗坏血酸含量增加, 增强 CAT、SOD 活性。抗坏血酸引发处理对抗性品种小麦效果明显而对非抗性品种效果不明显[39]。Malik 等[40]的研究表明, 抗坏血酸引发可提高细胞内抗氧化酶系的活性, 使渗透调节物质脯氨酸积累, 维持细胞膜稳定和细胞膨压, 从而减小盐胁迫对幼苗生长造成的影响。Fercha 等[41]通过对比分析抗坏血酸引发和未引发种子在盐胁迫下萌发时代谢蛋白质组的变化发现, 受到引发或盐胁迫的影响, 167/697 和 69/471 种可识别蛋白含量明显升高或下降。在未引发的胚组织中, 盐胁迫伴随着 129 种蛋白质的变化, 且多数与代谢、能量、感病或抗病相关的定位与储存蛋白有关。抗坏血酸预处理削减了盐对这些蛋白的影响, 并且大量改变其他 35 种蛋白的特异性, 其中大多数与代谢、定位、储存有关。分层聚类分析显示, 2 类蛋白类型在胚中表达, 3 类在胚周围组织中表达。蛋白质组学分析为研究种子引发开辟了新途径。

多胺(polyamine)是广泛存在于植物体内具有调控作用的一类生理活性物质, 其代谢变化与高等植物的生长、发育和抗逆性关系密切。2.5 mmol·L^{-1} 腐胺(putrescine)、5.0 mmol·L^{-1} 牙精胺(spermidine)、2.5 mmol·L^{-1} 精胺(spermine)引发的小麦种子, 都可以提高小麦抗盐性。在盐胁迫条件下, 3 种多胺引发都促进芽的生长, 提高产量, 其中精胺提高产量的效果最明显。不同引发剂对净 CO_2 同化速率和蒸腾速率均无影响。不同多胺对植物的作用机制不同, 对不同的栽培品种作用效果也不同。不同引发剂对 Na^+、K^+、Cl^-等离子在小麦组织中的积累有不同的影响[42]。这 3 种引发剂对不同品种小麦盐胁迫下叶中游离 ABA、IAA 和 SA 含量都有不同影响。多胺引发提高作物抗性可能是由于其影响作物体内激素平衡的调节[43]。

胆碱(choline)是磷脂酰胆碱的前体, 是真菌细胞膜磷脂的主要成分。外施胆碱通过增加甜菜碱的积累提高作物抗盐能力。盐胁迫条件下, 5 mmol·L^{-1} 氯化胆碱处理小麦种子, 可以显著提高小麦抗盐性, 增加幼苗中 K^+、Ca^{2+}和甜菜碱含量, 并且降低 Na^+、Cl^-和脯氨酸含量以及质膜的过氧化程度[44]。400 mg·L^{-1} 氯化胆碱浸种处理能明显提高盐胁迫下小麦种子的萌发率, 缓解幼苗叶绿素的降解, 增加可溶性糖含量, 提高根系活力, 降低叶片质膜透性, 减少 MDA 和脯氨酸的积累。说明氯化胆碱浸种可以缓解盐胁迫引起的小麦幼苗的失水以及膜脂过氧化等伤害, 从而增强小麦幼苗的抗盐性[45]。

壳聚糖(chitosan)是一种正离子多糖, 主要来自于海产品加工的废弃物。壳聚糖酸性溶液可以提高种子的萌发率, 促进幼苗生长, 提高抗氧化酶、水解酶活性, 增加可溶性蛋白和糖含量[46], 提高 GA_3 和 IAA 的含量, 还可提高作物产量。用壳聚糖做种子包衣可以加速萌发, 增加植株抗逆性[9]。壳聚糖引发提高小麦种子在渗透胁迫条件下的萌发速率、萌发率, 减少萌发时间, 提高幼苗活力, 提高 CAT、SOD、POD 等抗氧化酶活性, 提高可溶性蛋白含量。壳聚糖引发通过提高植株自由基的清除能力来提高其抗氧化能力, 从而提高小麦的抗旱能力[47]。

水杨酸(salicylic acid, SA)是植物防卫反应的重要内源信号分子, 在植物抵御生物性胁迫中发挥重要作用。SA 是一种小分子酚类物质, SA 及其盐类被认为是一类新型的植物激素, 对植物体内一些重要的代谢过程起调控作用, 例如促进开花, 抑制顶端优势促进侧生生长, 影响瓜类性别分化, 调节种子发芽、气孔关闭、膜透性及离子吸收, 调控乙烯合成等。更为重要的是, SA 作为植物应对生物胁迫及非生物胁迫反应的重要信号分子, 能诱导多种植物对这些胁迫产生持续抗性, 诱导许多植物抗性相关酶的生成, 并调节其活性[48]。水杨酸引发提高了不同品种幼苗总可溶性糖含量, 可以缓解盐胁迫对小麦生长的危害。抗性品种可溶性糖含量更高。可溶性糖或可以作为衡量抗旱性的指标之一[49]。

4　其他引发物

4.1　生物引发

生物引发具有安全、高效、有效时间长等特点。近年来, 生物引发越来越多地受到人们的关注。有研究报道, 用具有抗盐性的哈茨木霉(Trichoderma

harzianum)处理小麦种子，可有效提高萌发率，发育成的幼苗根和芽明显增长，脯氨酸和酚含量提高，MDA含量降低，降低高盐胁迫对萌发的影响[50]。用具有抗干旱特性的哈茨木霉对小麦种子进行引发可降低干旱对气孔导度、光合作用和叶绿素荧光性的影响，提高抗氧化系统活性，减少干旱胁迫下脯氨酸、MDA和H_2O_2含量，提高L-苯丙氨酸脱氨酶活性，由此提高了小麦的抗旱能力[51]。

4.2 氧化剂引发

H_2O_2是一种与植物响应胁迫有关的信号分子，可诱导抗性相关蛋白的表达。用H_2O_2进行引发处理可提高小麦对盐胁迫的抗性。在盐胁迫条件下，H_2O_2引发可使种子萌发提前，幼苗中H_2O_2降低，这可能与预处理提前将种子中的抗氧化系统激活有关。同时，H_2O_2引发可使幼苗光合能力有所提高，气孔导度增大，提高叶片含水量，维持膨压，组织中K^+、Ca^{2+}、NO_3^-、PO_4^{3-}浓度和K^+/Na^+增大，提高细胞膜性能，从而使作物更具耐盐性[52−53]。H_2O_2引发也可提高小麦的耐旱性，表现为提高干旱胁迫下小麦的萌发率，降低了幼苗H_2O_2含量，调节抗氧化系统，光合速率、叶面积、干重等生长特性也都有所提升，还提高了水分利用率和脯氨酸含量，使抗氧化酶如CAT和APX活性增强，减少细胞膜受损率。这些效应可能由于H_2O_2作为信号分子激发了种子中的抗氧化系统，从而减轻了氧化物质对幼苗的伤害[54]。

4.3 无机信号物质引发

一氧化氮(nitric oxide, NO)是一种生物活性分子，越来越多的证据表明它是生物体内分布最为广泛的信号分子之一。NO作为植物生长发育的一个关键调节因子，能对各种生物或非生物胁迫产生应答，在植物生长发育与环境互作的协调过程中起着中枢性的作用[55]。用NO供体硝普钠(SNP)引发处理小麦种子，可显著降低盐胁迫对萌发率、种子活力、种子吸水率及β淀粉酶活性造成的阻碍，对α-淀粉酶活性几乎无影响，同时降低了幼苗中Na^+含量，提高了K^+含量。由此推测，SNP引发处理提高盐胁迫下小麦种子的萌发，主要是通过提高β-淀粉酶的活性来实现的[56]。

硫化氢(hydrogen sulfide, H_2S)是一种重要的植物气体信号分子。研究表明信号分子NO与H_2S之间存在重要的协同性调节作用，H_2S参与调节植物生长发育、增强植物生物和非生物抗逆性、延缓植物衰老等多种生理过程[57]。NaHS作为H_2S供体对小麦种子进行引发处理，能减小盐胁迫对淀粉酶、酯酶活性的抑制，并使CAT、POD和APX活性增强，减少膜系统受到的伤害，有效减小盐胁迫对小麦种子萌发及生长的抑制作用[58]。

4.4 其他物质引发

聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG)6000分子较大，不能进入细胞，是一种渗透调节物质。用PEG对种子进行引发处理，通过提高幼苗抗氧化物酶活性、渗透调节物质含量及可溶性蛋白含量等，增强了小麦幼苗的耐盐性[59]。P_2O_5引发可以使小麦种子在干旱条件下缩短萌发时间，使花期提前，并显著提高小麦产量[60]。用硫醇化合物、特别是硫脲处理小麦种子，可以提高小麦抗性，提高产量[9]。

5 讨论

干旱和盐胁迫都会影响植物吸收土壤中的水分，从而阻碍植物生长发育，盐胁迫还会使植物根系吸收更多的Na^+导致植物细胞内Na^+累积过多，对细胞造成毒害。干旱和盐胁迫还可能造成植物体内离子浓度的扰动、渗透失水、膜结构受损、新陈代谢紊乱等不良影响。虽然不同品种小麦感知并响应干旱或盐胁迫的方式有所不同，但干旱和盐胁迫都会导致小麦种子萌发延迟，成苗率低，物质合成受阻，生长发育减慢，新陈代谢减缓，细胞结构功能受损，最终造成作物减产。而种子引发是一种用于减轻干旱及盐胁迫对作物造成伤害的方法，成本低且行之有效，具有在农业生产上大面积应用的潜力。根据上述国内外在种子引发剂方面研究进展总结，引发剂作用机理可概括为以下几个方面:

调节植物对离子的吸收和运输：植物体对不同离子吸收和运输影响到植物体内离子平衡，进而影响相应的代谢活动。如经NaCl、KCl、IAA、GA、多胺、胆碱等引发剂引发小麦种子发育成的幼苗受到盐胁迫时，减少了根对Na^+的吸收及其向茎叶的运输，叶中对细胞造成危害的Na^+积累减少，而对植物生长发育有利的K^+和Ca^{2+}增多，促进植株在盐胁迫条件下生长，减小了盐分对作物生长发育造成的阻碍。

促进渗透调节物质合成：细胞内渗透调节物质的合成和积累可以帮助细胞维持正常生理活动所需的渗透压。如经$CaCl_2$、Na_2SeO_4、抗坏血酸、水杨酸、壳聚糖、H_2O_2等引发剂引发，在干旱或盐胁迫条件下可以促进脯氨酸等可溶性蛋白和可溶性糖等渗透调节物质的合成和积累，使细胞渗透压升高，有助于根系从土壤中吸收水分，供给细胞内各种生理生化反应所需水分，维持正常新陈代谢。

调节细胞内新陈代谢及抗氧化反应相关酶的合

成：细胞内各种酶的合成与活性调节关系到细胞内生理生化反应进行的速率，进而影响到植物的生长和代谢。如 KCl、$CaCl_2$、抗坏血酸、NO、哈茨木霉等引发促进淀粉酶的合成，减小干旱及盐胁迫对其活性的影响，加强种子中淀粉代谢，从而促进萌发；KCl、$CaCl_2$、抗坏血酸、壳聚糖、H_2S、H_2O_2 等引发还可促进 SOD、POD、CAT、APX 等抗氧化酶的合成，并减轻胁迫对酶活性的影响，加强细胞内抗氧化反应的进行，清除细胞内的自由基等有害氧化性物质，也对细胞膜稳定性起到保护作用。

调节植物体内激素平衡：植物体内激素处于一种相对平衡状态，各种协同或拮抗作用共同调节植物体生命活动的正常进行。IAA、ABA、CTK、胆碱等引发通过外界物质刺激，影响植物体内源激素的合成与运输，促使植物体内激素水平处于一种适宜在干旱或盐胁迫条件下生长的平衡状态，从而减小干旱及盐胁迫对植物生长发育造成的影响。

多种引发剂除了用于小麦种子引发，还用于小麦苗期喷施，来提高植株抗逆能力。如香豆素处理小麦幼苗可以提高其耐盐性[61]，NO 供体硝普钠处理小麦幼苗可以提高小麦在干旱条件下的生长和光合效率[62]，硫脲和二硫苏糖醇处理小麦种子或叶面喷施可以提高小麦的耐热性[63]。有研究认为引发剂叶面喷施比灌根及种子处理更有效[64]。但综合效益还需进一步考虑试剂用量、处理难度、所用人工、机械及处理剂价格等各种因素。

种子引发技术具有处理时间短，用工少，易于操作，所用试剂量少，便于后期管理等特点，具有应用潜力。引发技术除了用于小麦，还可以用于多种作物、蔬菜等。如甜菜碱引发水稻种子可以提高水稻耐旱性[65]；水、$CaCl_2$、ABA 处理芥菜(*Brassica juncea*)种子可以减小干旱和盐胁迫对其的伤害；乙烯利处理甘蔗(*Saccharum officinarum*)种子有助于提高甘蔗在干旱条件下的农艺形状和品质[66]；低浓度的壳聚糖可以提高红花(*Carthamus tinctorius*)和向日葵(*Helianthus annuus*)的耐盐能力[67]；硫化氢供体硫氢化钠引发处理草莓(*Fragaria × ananassa*)根部可提高其耐盐耐寒性[68]；水引发辣木(*Moringa oleifera*)种子可以促进其在盐胁迫下的萌发和生长[69]。

植物体内的新陈代谢受多因子影响，给予一种刺激往往会造成植物体内多方面变化。种子引发以引发剂作为一种刺激物施加给植物，刺激植物新陈代谢通路中的某些点，使植物体内发生相应的生理生化变化，最终达到提高植物抗性的效果。在引发剂研究中，找到效果好的引发剂就相当于找到了对的刺激点，以此来研究引发剂与植物新陈代谢的相互作用关系，研究植物体内相关反应的联系与作用过程。相应的，我们也可以通过某些相关生理生化反应的特性与关联来寻找适宜的引发剂。对于引发剂与植物逆境生理的各方面研究是相互影响相辅相成的，互为促进，互为补充。

6　小结与展望

综上所述，种子引发技术所用的引发剂种类多种多样，有水、无机盐、有机物等。众多研究显示，使用种子引发剂可以提高小麦种子萌发率，并促使其萌发快、生长更加整齐。在现代农业中利用种子引发技术可以增加小麦种子在逆境下的出苗率和幼苗活力，并提高植株耐盐耐旱能力，最终降低在逆境条件下的产量损失。

不同引发剂应用于不同种作物甚至是同种作物的不同品种(抗性/非抗性品种)的效果不同。一些研究表明，某些引发剂可能对提高抗性品种耐盐/耐旱能力更有效，另一些引发剂则对非抗性品种更有效。笔者认为，这种差异也许和作物本身的抗性不相关，而与作物品种所含有的某些与引发剂中有效成分相互作用的相关基因有关。因此，若针对这些基因与引发剂有效成分之间的相互作用关系，结合先进的蛋白质组学分析、基因工程等手段进行进一步的研究与发掘，将为引发剂的开发与利用提供更多更准确的理论依据与技术支持。

种子引发技术在实际应用中应考虑作物的品种特性及引发效果，选用适合的引发剂。农业中应如何选用适合的种子引发技术，还需综合考虑地区环境条件因素、作物种类及实际引发效果、引发所需成本等问题，达到降低成本、提高作抗逆能力、增加产量、获得最大经济效益的目的。

参考文献　References

[1] Pask A J D, Reynolds M P. Breeding for yield potential has increased deep soil water extraction capacity in irrigated wheat[J]. Crop Science, 2013, 53(5): 2090–2104

[2] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[M]//Lichtfouse E, Navarrete M, Debaeke P, et al. Sustainable Agriculture. Netherlands: Springer, 2009: 153–188

[3] Farooq M, Irfan M, Aziz T, et al. Seed priming with ascorbic acid improves drought resistance of wheat[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2013, 199(1): 12–22

[4] Lehner B, Döll P, Alcamo J, et al. Estimating the impact of global change on flood and drought risks in Europe: A

continental, integrated analysis[J]. Climatic Change, 2006, 75(3): 273–299
[5] 李彬, 王志春, 孙志高, 等. 中国盐碱地资源与可持续利用研究[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 32(2): 154–158
Li B, Wang Z C, Sun Z G, et al. Resources and sustainable resource exploitation of salinized land in China[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 32(2): 154–158
[6] Kaya M D, Okçu G, Atak M, et al. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.)[J]. European Journal of Agronomy, 2006, 24(4): 291–295
[7] Jafar M Z, Farooq M, Cheema M A, et al. Improving the performance of wheat by seed priming under saline conditions[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2012, 198(1): 38–45
[8] Goswami A, Banerjee R, Raha S. Drought resistance in rice seedlings conferred by seed priming: Role of the anti-oxidant defense mechanisms[J]. Protoplasma, 2013, 250(5): 1115–1129
[9] Jisha K C, Vijayakumari K, Puthur J T. Seed priming for abiotic stress tolerance: An overview[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(5): 1381–1396
[10] Shehab G G, Ahmed O K, El-Beltagi H S. Effects of various chemical agents for alleviation of drought stress in rice plants (*Oryza sativa* L.)[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2010, 38(1): 139–148
[11] Cakmak I. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2005, 168(4): 521–530
[12] 李皓, 李传中, 曾瑞珍, 等. 种子引发技术研究进展[J]. 热带农业工程, 2012, 36(3): 20–23
Li H, Li C Z, Zeng R Z, et al. Research advances on seed priming technology[J]. Tropical Agricultural Engineering, 2012, 36(3): 20–23
[13] Yagmur M, Kaydan D. Alleviation of osmotic stress of water and salt in germination and seedling growth of triticale with seed priming treatments[J]. African Journal of Biotechnology, 2008, 7(13): 2156–2162
[14] Iqbal M, Ashraf M. Presowing seed treatment with cytokinins and its effect on growth, photosynthetic rate, ionic levels and yield of two wheat cultivars differing in salt tolerance[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2005, 47(11): 1315–1325
[15] Mohammadi C R, Mozafari S. Wheat (*Triticum aestivum* L.) seed germination under salt stress as influenced by priming[J]. The Philippine Agricultural Scientist, 2012, 95(2): 146–152
[16] Ali H, Iqbal N, Shahzad A N, et al. Seed priming improves irrigation water use efficiency, yield, and yield components of late-sown wheat under limited water conditions[J]. Turkish Journal of Agriculture & Forestry, 2013, 37(5): 534–544
[17] Harris D, Rashid A, Miraj G, et al. 'On-farm' seed priming with zinc in chickpea and wheat in Pakistan[J]. Plant and Soil, 2008, 306(1/2): 3–10
[18] Afzal I, Rauf S, Basra S M A, et al. Halopriming improves vigor, metabolism of reserves and ionic contents in wheat seedlings under salt stress[J]. Plant Soil and Environment, 2008, 54(9): 382–388
[19] Afzal I, Basra S M A, Ahmad N, et al. Optimization of hormonal priming techniques for alleviation of salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Caderno De Pesquisa Srie Biologia, 2005, 17(1): 95
[20] Iqbal M, Ashraf M. Seed preconditioning modulates growth, ionic relations, and photosynthetic capacity in adult plants of hexaploid wheat under salt stress[J]. Journal of Plant Nutrition, 2007, 30(3): 381–396
[21] Chauhan D S, Deswal D P. Effect of ageing and priming on vigour parameters of wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Indian Journal of Agricultural Sciences, 2013, 83(11): 1122–1127
[22] Islam F, Yasmeen T, Ali S, et al. Priming-induced antioxidative responses in two wheat cultivars under saline stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(8): 153–164
[23] Hussian I, Ahmad R, Farooq M, et al. Seed priming improves the performance of poor quality wheat seed under drought stress[J]. Applied Science Reports, 2014, 7(1): 12–18
[24] Arif M, Waqas M, Nawab K, et al. Effect of seed priming in Zn solutions on chickpea and wheat[C]//Ahmed K Z. Proceedings of the 8th African Crop Science Society Conference. El-Minia, Egypt, 2007, 8: 237–240
[25] Nawaz F, Ashraf M Y, Ahmad R, et al. Selenium (Se) seed priming Induced growth and biochemical changes in wheat under water deficit conditions[J]. Biological Trace Element Research, 2013, 151(2): 284–293
[26] Iqbal M, Ashraf M. Seed treatment with auxins modulates growth and ion partitioning in salt-stressed wheat plants[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2007, 49(7): 1003–1015
[27] Iqbal M, Ashraf M. Salt tolerance and regulation of gas exchange and hormonal homeostasis by auxin-priming in wheat[J]. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 2013, 48(9): 1210–1219
[28] Iqbal M, Ashraf M. Alleviation of salinity-induced perturbations in ionic and hormonal concentrations in spring wheat through seed preconditioning in synthetic auxins[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(4): 1093–1112
[29] 李静, 崔继哲, 弭晓菊. 生长素与植物逆境胁迫关系的研究进展[J]. 生物技术通报, 2012(6): 13–17
Li J, Cui J Z, Mi X J. Progress of studies on relationship between auxin and plant response to abiotic stress[J]. Biotechnology Bulletin, 2012(6): 13–17
[30] 郝格格, 孙忠富, 张录强, 等. 脱落酸在植物逆境胁迫研究中的进展[J]. 中国农学通报, 2009, 25(18): 212–215
Hao G G, Sun Z F, Zhang L Q, et al. A research overview of the plant resistance to adverse environment by using abscisic acid[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(18): 212–215
[31] Iqbal S, Bano A, Ilyas N. Abscisic acid (Aba) seed soaking induced changes in physiology of two wheat cultivars under water stress[J]. Pakistan Journal of Botany, 2012, 44: 51–56
[32] 王三根. 细胞分裂素在植物抗逆和延衰中的作用[J]. 植物学通报, 2000, 17(2): 121–126
Wang S G. Roles of cytokinin on stress-resistance and delaying senescence in plants[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2000, 17(2): 121–126

[33] Iqbal M, Ashraf M. Wheat seed priming in relation to salt tolerance: Growth, yield and levels of free salicylic acid and polyamines[J]. Annales Botanici Fennici, 2006, 43(4): 250–259
[34] Iqbal M, Ashraf M, Jamil A. Seed enhancement with cytokinins: Changes in growth and grain yield in salt stressed wheat plants[J]. Plant Growth Regulation, 2006, 50(1): 29–39
[35] 杨东雷，董伟欣，张迎迎，等．赤霉素调节植物对非生物逆境的耐性[J]．中国科学：生命科学，2013，43(12): 1119–1126
Yang D L, Dong W X, Zhang Y Y, et al. Gibberellins modulate abiotic stress tolerance in plants[J]. Science China Life Sciences, 2013, 43(12): 1119–1126
[36] Atar B. Efficiency of some seed priming in different soil moisture contents in wheat and barley[J]. Tarim Bilimleri Dergisi-Journal of Agricultural Sciences, 2015, 21(1): 93–99
[37] Iqbal M, Ashraf M. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: Growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis[J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 86: 76–85
[38] 何文亮，黄承红，杨颖丽，等．盐胁迫过程中抗坏血酸对植物的保护功能[J]．西北植物学报, 2004, 24(12): 2196–2201
He W L, Huang C H, Yang Y L, et al. Protective of ascorbic acid against salt stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(12): 2196–2201
[39] Afzal I, Basra S M A, Hameed A, et al. Physiological enhancements for alleviation of salt stress in wheat[J]. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38(5): 1649–1659
[40] Malik S, Ashraf M, Arshad M, et al. Effect of ascorbic acid application on physiology of wheat under drought stress[J]. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 2015, 52(1): 209–217
[41] Fercha A, Capriotti A L, Caruso G, et al. Comparative analysis of metabolic proteome variation in ascorbate-primed and unprimed wheat seeds during germination under salt stress[J]. Journal of Proteomics, 2014, 108: 238–257
[42] Iqbal M, Ashraf M. Changes in growth, photosynthetic capacity and ionic relations in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) due to pre-sowing seed treatment with polyamines[J]. Plant Growth Regulation, 2005, 46(1): 19–30
[43] Iqbal M, Ashraf M, Shafiq-Ur-Rehman, et al. Does polyamine seed pretreatment modulate growth and levels of some plant growth regulators in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) plants under salt stress?[J]. Botanical Studies, 2006, 47(3): 239–250
[44] Salama K H A, Mansour M M F, Hassan N S. Choline priming improves salt tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Australian Journal of Basic & Applied Sciences, 2011, 5(11): 126–132
[45] 陈楚，张云芳，荆小燕．氯化胆碱浸种处理对盐胁迫下小麦种子萌发以及幼苗生长的影响[J]．麦类作物学报，2013，33(5): 1030–1034
Chen C, Zhang Y F, Jing X Y. Effects of seed soaking with choline chloride solution on seed germination and seedling growth of wheat under salt stress[J]. Journal of Triticeae Crops, 2013, 33(5): 1030–1034
[46] Hameed A, Sheikh M A, Hameed A, et al. Chitosan priming enhances the seed germination, antioxidants, hydrolytic enzymes, soluble proteins and sugars in wheat seeds[J]. Agrochimica, 2013, 57(2): 97–110
[47] Hameed A, Sheikh M A, Hameed A, et al. Chitosan seed priming improves seed germination and seedling growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) under osmotic stress induced by polyethylene glycol[J]. Philippine Agricultural Scientist, 2014, 97(3): 294–299
[48] 周莹，寿森炎，贾承国，等．水杨酸信号转导及其在植物抵御生物胁迫中的作用[J]．自然科学进展, 2007, 17(3): 305–312
Zhou Y, Shou S Y, Jia C G, et al. Function of salicylic acid signaling for biotic stress resistance in plants[J]. Progress in Natural Science, 2007, 17(3): 305–312
[49] Hamid M, Ashraf M Y, Khalil-Ur-Rehman, et al. Influence of salicylic acid seed priming on growth and some biochemical attributes in wheat grown under saline conditions[J]. Pakistan Journal of Botany, 2008, 40(1): 361–367
[50] Rawat L, Singh Y, Shukla N, et al. Alleviation of the adverse effects of salinity stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) by seed biopriming with salinity tolerant isolates of *Trichoderma harzianum*[J]. Plant and Soil, 2011, 347(1/2): 387–400
[51] Shukla N, Awasthi R P, Rawat L, et al. Seed biopriming with drought tolerant isolates of *Trichoderma harzianum* promote growth and drought tolerance in *Triticum aestivum*[J]. Annals of Applied Biology, 2015, 166(2): 171–182
[52] Wahid A, Perveen M, Gelani S, et al. Pretreatment of seed with H_2O_2 improves salt tolerance of wheat seedlings by alleviation of oxidative damage and expression of stress proteins[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(3): 283–294
[53] Hameed A, Iqbal N. Chemo-priming with mannose, mannitol and H_2O_2 mitigate drought stress in wheat[J]. Cereal Research Communications, 2014, 42(3): 450–462
[54] He L H, Gao Z Q, Li R Z. Pretreatment of seed with H_2O_2 enhances drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings[J]. African Journal of Biotechnology, 2009, 8(22): 6151–6157
[55] 刘维仲，张润杰，裴真明，等．一氧化氮在植物中的信号分子功能研究：进展和展望[J]．自然科学进展，2008，18(1): 10–24
Liu W Z, Zhang R J, Pei Z M, et al. Development and prospect of research on signal functions of nitric oxid[J]. Progress in Natural Science, 2008, 18(1): 10–24
[56] Duan P, Ding F, Wang F, et al. Priming of seeds with nitric oxide donor sodium nitroprusside (SNP) alleviates the inhibition on wheat seed germination by salt stress[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(3): 244–250
[57] 汪伟，张伟，朱丽琴，等．植物硫化氢生理效应及机制研究进展[J]．中国农学通报, 2013, 29(31): 78–82
Wang W, Zhang W, Zhu L Q, et al. Research advances of physiological effect and mechanism of hydrogen sulfide in plants[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2013, 29(31):

78–82
[58] Ye S C, Hu L Y, Hu K D, et al. Hydrogen sulfide stimulates wheat grain germination and counteracts the effect of oxidative damage caused by salinity stress[J]. Cereal Research Communications, 2015, 43(2): 213–224
[59] 史雨刚, 孙黛珍, 雷逢进, 等. 种子引发对 NaCl 胁迫下小麦幼苗生理特性的影响[J]. 核农学报, 2011, 25(2): 342–347
Shi Y G, Sun D Z, Lei F J, et al. Effect of seed priming on physiological characteristics of wheat seedling under salt stress[J]. Acta Agriculturae Nucleatae Sinica, 2011, 25(2): 342–347
[60] Khalil S K, Khan S, Rahman A, et al. Priming and phosphorus application enhance phenology and dry matter production of wheat[J]. Pakistan Journal of Botany, 2010, 42(3): 1849–1856
[61] Saleh A M, Madany M M Y. Coumarin pretreatment alleviates salinity stress in wheat seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 88: 27–35
[62] Lei Y, Yin C, Ren J, et al. Effect of osmotic stress and sodium nitroprusside pretreatment on proline metabolism of wheat seedlings[J]. Biologia Plantarum, 2007, 51(2): 386–390
[63] Asthir B, Thapar R, Bains N S, et al. Biochemical responses of thiourea in ameliorating high temperature stress by enhancing antioxidant defense system in wheat[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2015, 62(6): 875–882
[64] Nawaz F, Ashraf M Y, Ahmad R, et al. Supplemental selenium improves wheat grain yield and quality through alterations in biochemical processes under normal and water deficit conditions[J]. Food Chemistry, 2015, 175: 350–357
[65] Farooq M, Basra S M A, Wahid A, et al. Physiological role of exogenously applied glycinebetaine to improve drought tolerance in fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2008, 194(5): 325–333
[66] 叶燕萍, 李杨瑞, 罗霆, 等. 乙烯利浸种对甘蔗抗旱性的影响[J]. 中国农学通报, 2005, 21(6): 387–389
Ye Y P, Li Y R, Luo T, et al. Effects of seed-cane soaking with ethephon on the drought resistance in sugarcane[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(6): 387–389
[67] Jabeen N, Ahmad R. The activity of antioxidant enzymes in response to salt stress in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.) seedlings raised from seed treated with chitosan[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2013, 93(7): 1699–1705
[68] Christou A, Manganaris G A, Papadopoulos I, et al. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(7): 1953–1966
[69] Nouman W, Basra S M A, Yasmeen A, et al. Seed priming improves the emergence potential, growth and antioxidant system of *Moringa oleifera* under saline conditions[J]. Plant Growth Regulation, 2014, 73(3): 267–278